从不平衡的视觉输入到不平衡的视觉注意：探寻短时程眼优势可塑性的神经机制*

宋方兴 [1,2,3] 王珏 [1,2,3] 鲍敏 [1,2]

([1] 中国科学院心理研究所行为科学重点实验室，北京 100101)
([2] 中国科学院大学心理学系，北京 100049)
([3] 共同第一作者)

摘要 在个体视觉系统的发展过程中，视觉系统的结构与功能会受到视觉经验和内外部环境的影响而发生改变，这被称为视觉可塑性。视觉可塑性在出生后的发育关键期内达到峰值。虽然成年期视皮层神经环路的结构功能趋于稳定，但有越来越多的研究表明成年人视皮层中仍保留着一定程度的可塑性，其中的典型代表就是眼优势的可塑性。最近十几年的研究发现，短时程操控成年人的各种视觉输入信息，乃至调节两眼间注意资源的分配，都可以引起成年人眼优势发生偏移。然而，两者调节眼优势的神经机制可能并不相同。视觉输入对成年人眼优势的调节可能主要反映了视觉皮层的稳态可塑性机制；而注意对眼优势的影响则是一种高级加工对初级视觉皮层的反馈调节，目前可以用拮抗神经元的适应机制来作解释。未来研究可以寻找更加直接的证据来支持这一解释，此外也应重点关注注意与视觉输入之间会如何交互影响成年人眼优势。

关键词 眼优势，可塑性，单眼剥夺，注意

1 引言

当我们用眼睛去捕获环境信息时，一般情况下是两只眼睛协同工作的，但大脑对两眼输入信息的反应程度并不是完全相等的。在大多数情况下，一只眼对视觉刺激产生的反应会强于另一只眼，这种现象被称为眼优势（Ocular dominance），反应更强的眼睛则被称为优势眼(Porac & Coren, 1976)。在行为任务中，普遍用于测量眼优势的范式有双眼竞争任务（Binocular rivalry task）和双眼相位整合任务（Binocular phase combination task）。双眼竞争任务（如图 1a），是将两个不相容的图像刺激分别呈现给两只眼睛，使其以相互竞争的形式进入被试的意识(Blake & Logothetis, 2002)。双眼相位整合任务(如图 1b)，是将两个相位不同却相容的图像分别呈现给左右眼，被试可以感知到整合的图像(Huang et al., 2010)。[1]

收稿日期：2023-02-02
* 中国科学技术部(科技创新 2030：2021ZD0203800)、国家自然科学基金(31871104)资助。
通信作者：鲍敏，E-mail: baom@psych.ac.cn

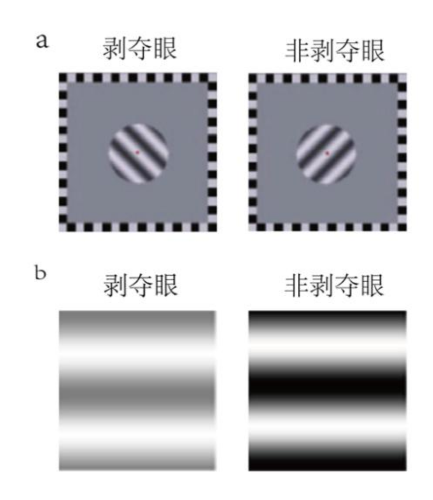


图 1 双眼竞争任务和双眼相位整合任务样例刺激。图 a 为双眼竞争任务的样例刺激，是将两个不相容的图像刺激分别呈现给两只眼睛，在一个时间点上，被试可能会看到呈现给左眼的图像，或是呈现给右眼的图像，也可能会看到两者混合的图像。被试在任务中需要实时持续地报告当下看到的刺激，以计算两眼刺激占据意识时长的相对长短，从而分析得出被试眼优势的情况；图 b 为双眼相位整合任务的样例刺激，常用的刺激是两个水平朝向的光栅刺激，其中呈现给一只眼的光栅相位是+22.5°，呈现给另一只眼的光栅相位是－22.5°，被试根据感知到的整合光栅，将一条参考线上下移动到光栅中央最暗的部分。根据参考线的位置，主试可以确定被试感知到的光栅所对应的相位大小，进而判断哪只眼具有优势。

神经科学的经典研究表明，个体的眼优势在生长发育的关键期内会受到视觉经验的影响，表现出极强的可塑性，而当过了关键期后，眼优势则很难再发生改变(Wiesel & Hubel, 1963)。然而近年来的很多研究发现，成年人视觉皮层中仍然保留着一定程度的眼优势可塑性(Binda et al., 2018; Kurzawski et al., 2022; Lunghi et al., 2011; Lyu et al., 2020; Menicucci et al., 2022; Min et al., 2019; Nguyen et al., 2021; Ramamurthy & Blaser, 2021; Zhou et al., 2013)。例如，Lunghi 等人发现，将一只眼用半透明眼罩（只允许该眼的视网膜接收到光却接收不到任何图案信息）进行遮盖剥夺 150 分钟后，在双眼竞争任务中呈现给剥夺眼的刺激占据意识主导的时间比重比在剥夺前更长，反映了剥夺眼的眼优势在这种短时程单眼剥夺后获得提升，一般也称之为单眼剥夺使得眼优势向剥夺眼转移(Lunghi et al., 2011)。

之后有不少研究探索诱发成年人短时程眼优势转移的因素，进而探讨这种可塑性背后的机制。除了短时程的单眼遮盖剥夺以外，有研究发现通过剥夺单眼视觉输入的部分能量信息(Yao et al., 2017; Zhou et al., 2013; Zhou et al., 2014)，或者剥夺单眼图像的傅立叶相位规则信息等方式(Bai et al., 2017; Zhou et al., 2014)，也可以产生眼优势转移现象。另外，在保持两眼视觉输入平衡的前提下，通过调节注意资源在两眼间的分配，也可以发现短时程眼优势可塑性的存在(Song et al., 2022; Wang et al., 2021)。

可以看出，从 2011 年第一篇成年人短时程眼优势可塑性的研究论文发表，至今已过去十二年。这十二年中研究者们不断改变单眼剥夺的方式，细究了基于不同类型、不同加工层

级的视觉输入信息的单眼剥夺效应；甚至发现即便不剥夺视觉输入内容，而只是迫使注意更多地分配到某一只眼，也可以引起眼优势的转移。本文通过梳理介绍成年人单眼剥夺研究领域这些年的进展，展现了短时程眼优势可塑性的影响因素的多样性，揭示了背后神经机制的复杂，也为未来进一步的探索方向提出了建议。

2 短时程单眼剥夺对眼优势的影响及其机制

研究眼优势可塑性的经典范式是单眼遮盖剥夺，即用一个不透明或半透明的眼罩盖于一只眼上，在一段时间后观察两眼在眼优势或视觉功能上的变化，结果发现被试的眼优势会向剥夺眼转移，该效应的幅度通常在剥夺结束后随时间推移而减小，持续大约 30~90 分钟后眼优势情况恢复到基线水平(Chen et al., 2023; Finn et al., 2019; Lunghi et al., 2011; Sheynin et al., 2019; Zhou et al., 2013)。上述遮盖式的单眼剥夺几乎将所有的视觉输入信息排除，例如单眼图像的低阶的能量信息和高阶的轮廓信息等。那么如果不剥夺全部信息，只剥夺这些不同类型的信息中的一类，是否也会造成短时程眼优势的转移？对于这个问题，学者们展开了许多研究(Bai et al., 2017; Lyu et al., 2020; Wang et al., 2017; Yao et al., 2017; Zhou et al., 2014)。

2.1 剥夺单眼图像的能量信息

如果对呈现给眼睛的图像做傅里叶变换，可以得到图像的频谱。频谱由两部分构成，即幅度谱和相位谱。其中幅度谱反映的是图像中各种朝向和空间频率的能量信息或者说对比度的强弱，相位谱反映的是图像的相位信息，定义了图像中的轮廓等高阶信息。传统的单眼剥夺是将一只眼所有的视觉输入信息去除，包括能量信息和相位信息。那么仅剥夺单眼图像的能量信息会不会对成年人的眼优势产生影响呢？

首先在对比度信息上，周佳玮等人给被试离眼呈现一段视频，让被试的一只眼观看原视频，而将另一只眼内视频图像的对比度降低到 20%或 60%(Zhou et al., 2014)。结果发现当一只眼的画面对比度降低到 20%时会诱发眼优势转移，而将对比度降低到 60%则不会。这反映出驱动眼优势变化的一个重要因素是两眼之间对比度信息的差异。不过，只是两眼之间对比度不平衡可能并不是诱发剥夺效应的充分条件。在同一篇研究中，周佳玮等人也发现对比度不平衡的单眼剥夺依赖于空间频率。他们让被试的一只眼始终观看原影片，将呈现给一只眼的视觉刺激对比度固定在 60%左右，并且剥夺其高空间频率成分或低空间频率成分。结果发现 2.5 小时后，剥夺高空间频率成分可以使眼优势转向剥夺眼，而剥夺低空间频率成分则并不能产生类似效果 (Zhou et al., 2014)。

其次在视觉输入的亮度信息上，有研究发现，如果将一只眼用不透明眼罩或半透明眼罩遮盖 2.5h 可以产生相似的剥夺效应，且这两种剥夺形式所引发的剥夺效应在效应大小和维持时长上都没有显著的差异(Zhou et al., 2013)。然而这一阴性结果并不能肯定地排除亮度剥夺对眼优势转移有贡献的可能性。有研究者发现，给被试的一只眼呈现亮度恒定的原视频，给另一只眼呈现的是亮度被降低 1000 倍的视频画面，2.5 小时过后，在后测中发现眼优势发生转移(Yao et al., 2017)。这样的实验设计所产生的画面效果，和前面所述的周佳玮等人在 2013 年的不透明遮盖实验很相似，即一只眼看到的是原影片，而另一只眼能看到的图案信息非常少。姚志模等人认为当视觉输入处于低亮度水平时，神经元的对比度增益也会发生改变(Hess, 1990; Purpura et al., 1988; Shapley & Victor, 1979)，因此剥夺单眼输入的亮度也和剥夺单眼输入的对比度类似，可能迫使剥夺眼通路的神经元的对比度增益做出适应性调整，进而产生相似的单眼剥夺效应(Yao et al., 2017)。

另外，在朝向信息上，周佳玮等人在 2014 年的实验中，采用双眼相位整合任务作为量化眼优势的测试任务，发现对一只眼的竖直朝向信息进行 2.5 小时的剥夺，可以诱发显著的眼优势转移，即剥夺眼在双眼整合光栅知觉中空间相位的影响权重增加(Zhou et al., 2014)。由于双眼相位整合任务使用的光栅是水平朝向的，而剥夺竖直信息并不会显著地影响水平朝向选择性神经元（只会影响竖直朝向选择性神经元和非朝向选择性神经元），可是双眼整合任务依然检测到了眼优势的转移，这表明该研究中单眼剥夺影响到了非朝向选择性的神经元。为了进一步系统地研究这个问题，之后有研究者比较了对水平朝向信息与竖直朝向信息各进行 2.5 小时的单眼剥夺之后的眼优势变化大小。在实验中两种剥夺形式分别都用了双眼整合任务和双眼竞争任务来量化眼优势。结果发现，无论是单眼剥夺水平朝向还是竖直朝向信息，在双眼竞争任务和双眼相位整合任务的后测中都能发现显著的眼优势转移(Wang et al., 2017)。因此，短时程单眼剥夺效应可能不具有朝向特异性，主要涉及对朝向不敏感的神经元的激活。

2.2 剥夺单眼图像的相位规则

上述实验是将图像的能量信息进行部分剥夺，我们可以发现与遮盖剥夺近似的眼优势转移效应。而图像所包含的另一部分信息——相位信息，其背后的规则代表的是图像的整体轮廓、结构和位置信息。对单眼图像的相位规则进行短时程的剥夺是否也在调节成年人眼优势中起到作用？针对这一问题，有研究者进行了相关的实验(Bai et al., 2017; Lyu et al., 2020; Zhou et al., 2014)。

首先，周佳玮等人在实验中给被试双眼同时呈现相同的视频，期间对一只眼内视觉输入的相位规则进行剥夺，采用双眼相位整合任务测量眼优势，结果发现在 2.5 小时的单眼剥夺之后没有观察到眼优势的转移(Zhou et al., 2014)。之后，白建迎等人分别用双眼竞争任务和双眼相位整合任务来进一步验证单眼相位规则信息剥夺对眼优势变化的影响，结果发现在剥夺后用双眼竞争任务可以检测出眼优势的转移(Bai et al., 2017)。因此，剥夺图像的傅里叶相位规则能够调节短时程眼优势，这在之后吕利利等人的实验结果中也得到了印证(Lyu et al., 2020)，即对一只眼内图像的傅里叶相位规则进行短时程剥夺之后（如图 2），剥夺眼在后续的双眼竞争中占据意识主导的时间显著增长。然而这种剥夺形式用双眼相位整合任务却检测不出剥夺效应(Bai et al., 2017; Zhou et al., 2014)，原因可能是双眼竞争与双眼整合背后的机制有所不同。双眼相位整合基于单眼图像的相位，而单眼图像的相位高度依赖初级视皮层上对相位敏感的简单细胞的活动(Huang et al., 2010)，但双眼竞争的过程发生在视觉通路的多个层面上(Tong et al., 2006)，因此比起双眼相位整合，双眼竞争是更为复杂的。在剥夺单眼相位规则的过程中，虽然图像的轮廓和边缘等信息被打乱，但两只眼中简单细胞的活动水平还是相当的，对双眼相位整合任务中两眼的表现没有太大的影响。而图像的轮廓信息对双眼竞争中增强单眼图像的竞争优势起着很大作用(Tong et al., 2006)，由此可见对单眼相位规则的剥夺，会打破双眼竞争中的平衡，继而影响到两眼在双眼竞争中的表现。所以用双眼竞争任务和双眼相位整合任务分别去测量剥夺后效应会得出看似矛盾的结果。



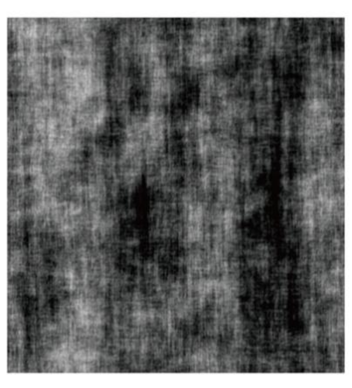


图 2 在单眼相位信息剥夺实验中，原图与相位被打乱的图像样例。左图是经过灰度处理的原图，被呈现给非剥夺眼；右图是将原图的相位规则剥夺后的图像，被呈现给剥夺眼。

2.3 短时程单眼剥夺效应的机制

2.3.1 神经机制的研究

在发现成年人短时程单眼剥夺效应之后，有很多学者通过脑电和磁共振等技术，发现短时程单眼剥夺对初级视觉皮层神经眼优势产生影响，使其偏向剥夺眼(Binda et al., 2018; Lunghi, Berchicci, et al., 2015; Zhou et al., 2015)。

比如，在脑电（EEG）实验中，Lunghi 等人在短时程单眼剥夺前后测量每只眼单独接受视觉刺激时产生的视觉诱发电位，结果发现在短时程单眼剥夺后，剥夺眼早期视觉成分 C1 的振幅增加，非剥夺眼的 C1 振幅减小，并且后续的源定位分析表明该早期视觉成分起源于初级视皮层(Lunghi, Berchicci, et al., 2015)。除此之外，有研究者还比较了单眼遮盖剥夺前后，双眼在初级视皮层的稳态视觉诱发电位（steady-state visually evoked potential, SSVEP）的幅值变化情况(Zhou et al., 2015)。结果发现短时程单眼遮盖剥夺使剥夺眼的 SSVEP 振幅增加，而非剥夺眼的 SSVEP 振幅没有显著变化(Zhou et al., 2015)。

另外，Lunghi 等人利用磁共振波谱分析技术（MRS），发现初级视皮层静息态 GABA 浓度会在剥夺后下降(Lunghi, Emir, et al., 2015)。更重要的是，剥夺眼的眼优势提升与 GABA 浓度的变化之间存在显著相关。此外，也有学者用功能磁共振成像技术（fMRI）记录在单眼剥夺前后，两只眼在视皮层区域上血氧依赖的（BOLD）反应变化，结果发现在 2 小时单眼剥夺后，V1 皮层区域对剥夺眼的 BOLD 反应显著增强，对非剥夺眼的 BOLD 反应减少，这种效应也延续到 V2、V3 和 V4 等脑区 (Binda et al., 2018)。

综上所述，短时程单眼剥夺效应的机制可能涉及到视觉加工早期阶段的神经活动，且初级视皮层的 GABA 能抑制的减少与短时程眼优势的转移密切相关。

2.3.2 视觉稳态可塑性机制

关于短时程单眼剥夺效应的神经机制，目前得到领域内普遍认可的一种解释是稳态可塑性机制（homeostatic plasticity）(Lunghi, Berchicci, et al., 2015; Turrigiano & Nelson, 2004)。稳态可塑性是维持神经系统正常功能运作的一种内在机制(Keck et al., 2017)，这一机制的作用是稳定神经元活动，防止神经系统过度活跃或过度不活跃。为了实现这一目标，该机制会将神经系统在扰动后移回基线(Turrigiano, 2011; Turrigiano, 1999; Turrigiano & Nelson, 2004)。视觉系统中的稳态可塑性首先在啮齿类动物实验中被发现(Maffei et al., 2004)，具体是指在某只眼的视觉信息被剥夺后，视觉皮层的神经元活动反而增加。

受到上述动物研究的启发，研究者们倾向于把成年人短时程单眼剥夺导致眼优势向剥夺眼偏移的现象也解释为稳态可塑性机制的作用。具体来说，当进行单眼剥夺时，两眼间的视觉输入信息失衡，大脑通过增强剥夺眼通路的神经反应，以维持视觉系统中两眼通路的神经

活动的稳态平衡。另外，在单眼剥夺结束后眼优势转移的幅度立即达到峰值，随后该效应逐渐减小，全程效应大约持续 30~90 分钟，最后眼优势结果又恢复到稳定的基线水平(Lunghi et al., 2011; Min et al., 2018; Zhou et al., 2013)，这系列动态变化符合稳态可塑性机制工作的特点。当然，稳态平衡理论只是目前流行的一种解释成年人短时程单眼剥夺效应的理论。实际上的背后机制仍然有待新的研究继续探索。

3 注意对短时程眼优势可塑性的影响及其机制

在上述短时程单眼剥夺的研究中，除了对视觉输入信息进行剥夺之外还混入了非视觉输入因素——注意。由于剥夺眼的视觉输入信息被剥离，所以被试显然会更多注意到非剥夺眼内的画面而非剥夺眼。因此，除了视觉输入之外，注意资源在两条单眼通路间的分配也不平衡。那么，注意这种非视觉输入因素是否也会对短时程眼优势可塑性产生影响呢?

3.1 注意负载对短时程单眼剥夺效应的影响

对于上述问题，研究者首先想到的是在短时程单眼剥夺的过程中操纵注意，探究注意对短时程单眼剥夺效应的影响。比如，有研究对动作电子游戏(action video game)是否会调节短时程单眼剥夺效应进行探究(Chen et al., 2020)。动作电子游戏除了基础的视听信息的输入之外，还需要玩家时刻保持注意集中，观察周边环境，做出迅速动作反应等(Bavelier & Green, 2019; Bediou et al., 2018; Dale & Shawn Green, 2017; Wong & Chang, 2018)。因此，在动作电子游戏的操作过程中，玩家需要高度的注意投入。陈晓新等人的研究采用双眼相位整合任务测量知觉眼优势，以单眼遮盖的方式进行视觉剥夺，共进行了三种不同条件的剥夺，分别要求被试在单眼剥夺期间打动作电子游戏（如英雄联盟、王者荣耀），打非动作电子游戏（如扫雷），或者观看无声的动作电子游戏视频(Chen et al., 2020)。结果发现，三种条件都产生了显著的剥夺效应，但彼此间没有显著差异。该研究认为短时程眼优势可塑性的神经机制可能局限在早期的皮层通路之中，只受视觉前馈输入的影响，而不受注意等高级加工的反馈调节。

然而，这是一个统计上的阴性结果，并且陈晓新等人的实验设计也可能导致他们的结果并不一定真的反映了短时程眼优势可塑性不受注意的影响(Chen et al., 2020)。首先，该研究采用双眼相位整合任务测量眼优势，该任务主要针对初级视觉皮层里对相位敏感的简单细胞，可能会忽略一些高水平神经元的反应(Huang et al., 2010)。单眼相位规则剥夺的研究也发现剥夺效应只在双眼竞争任务中出现，采用双眼相位整合任务测量眼优势时并没有发现单眼剥夺

效应(Bai et al., 2017)。因此，陈晓新等人的研究没有观察到注意效应的一个可能原因是眼优势测量任务的选择不是最优的。其次，在观看视频条件中只给被试呈现视频图像，没有播放声音。在这种情况下被试可能需要更多的注意投入到视频中，才能更好地观看视频。由于陈晓新等人并未客观地测量注意程度，所以我们只是做出这样的猜测。不过这一猜测的合理性正是基于对看视频时的注意程度专门做了客观测量的一个最近研究的实验结果(Song et al., 2022)，详见 3.2 一节。因此，陈晓新等人的观看视频条件没有播放声音的设定可能反而导致了观看视频条件和打动作游戏条件中注意投入水平之间没有明显差异，从而导致两条件的剥夺效应间没有差异。由此可见，短时程眼优势可塑性是否会受到注意等高级加工的调节还需要进一步研究。

3.2 基于眼的注意诱发眼优势转移

最近有研究开始关注基于眼的注意本身是否可以改变眼优势(Song et al., 2022; Wang et al., 2021)。这类研究通常会在保持两眼内视觉输入相对平衡的同时，通过某种方式将注意引导向一只眼睛（基于眼的注意），进而使得注意资源的分配在两眼间存在差异。并在经过一段时间的注意训练之后，比较两眼的眼优势是否会发生变化。比如，Wang 等人通过操纵视觉输入的空间结构来操纵基于眼的注意，进而探究基于眼的注意本身是否可以引起眼优势的转移(Wang et al., 2021)。在该研究中，相同的图像分别呈现在两眼内，但一只眼上放置了普罗棱镜（Porro prism）进而使该眼看到的图像是上下颠倒的。由于正立图像更加具有生物学意义，所以研究者推测被试在观看图像时会选择性地注意正立图像，进而使注意资源的分配在两眼间存在差异。该研究采用双眼竞争任务测量眼优势，发现在经过 2.5 小时的注意训练之后眼优势向呈现倒置图像眼睛进行转移，表明基于眼的注意可能调节了眼优势。为了更加直接地证明注意对眼优势可塑性的作用，该研究在实验二中操纵了注意投入程度。在高注意投入条件中，被试进行拼图游戏；而在低注意投入条件中，被试只是被动地观看一个窗帘。并且该实验进行了遮盖剥夺和倒置图像两种不同的视觉适应范式，即被试要分别在进行单眼遮盖和一只眼佩戴普罗棱镜的情况下完成拼图游戏和被动观看窗帘。结果发现，无论是遮盖剥夺还是倒置图像中，眼优势的转移都只在高注意投入条件中出现。更有趣的是，倒置图像在高注意投入条件中的所引发的眼优势转移程度要大于遮盖剥夺。作者认为在倒置图像条件中，被试除了要注意非剥夺眼内的图像外还要抑制剥夺眼内的图像，因此需要更多的注意投入。综上所述，Wang 等人的研究初步表明基于眼的注意本身可以引起眼优势的转移，使眼优势转向支持未被注意的眼睛。然而，该研究没有直接去测量注意是否更多的分配在正立图

像中，因此关于注意在眼优势转移中的作用还只是推断，缺乏直接的证据。

另一种研究基于眼的注意的范式是离眼倒放视频适应范式(“dichoptic-backward-movie” adaptation paradigm)，由宋方兴等人最近的工作中提出(Song et al., 2022)。在该范式下，被试一只眼观看正常的视频图像（即注意眼），另一只眼则观看相同但时间上倒放的视频图像（即非注意眼）。由于倒放视频无意义且缺乏逻辑性，所以他们推测被试为了更好地理解剧情，在观看视频时会主观地将注意更多地投入到注意眼内，从而导致注意分配在两眼间存在差异。同时，为了操纵注意投入的程度，他们设置了 3 种不同的视听整合条件：同步条件，非同步条件，无声音条件。在同步条件中，声音线索与正放视频图像相一致，而与倒放视频图像相冲突。因此，被试由于视听整合的帮助能够很容易地注意正放视频图像(Alsius & Munhall, 2013; Lunghi et al., 2014; Vidal & Barres, 2014)。在无声音条件中，视听整合的帮助被移除。被试为了能够对视频情节进行追随，会花费更多的努力去注意正放视频图像。而在非同步条件中，声音比画面快 5 秒钟，这会干扰被试对正放视频图像的注意。因此，在三种视听条件中，被试对正放视频图像的注意程度应该是无声音条件大于同步条件大于非同步条件。该研究采用双眼竞争任务测量眼优势，发现在观看 60 分钟的离眼视频之后被试的眼优势向非注意眼进行转移，并且在无声音条件下眼优势转移的程度显著强于非同步条件，而同步条件则位于两者之间，表明基于眼的注意可能会改变眼优势。

重要的是，该研究还在视频观看过程中加入了目标探测任务，以客观地测量被试在观看离眼视频时的注意分配情况(Song et al., 2022)。任务中的目标是视频画面内某一圆形区域的颜色变为灰色，共出现 24 次，均匀且随机地分布在两眼内。被试在看视频的过程中如果看到目标出现需要进行按键反应。结果发现，当目标出现在注意眼内时被试对目标的探测率显著高于其出现在非注意眼内时，表明被试在观看离眼视频的过程中确实将注意更多地分配在了注意眼内(Neisser & Becklen, 1975)。

除了行为指标，他们还采用稳态视觉诱发电位(SSVEP)对基于眼的注意诱发眼优势转移的神经机制进行探究(Song et al., 2022)。所谓 SSVEP 是指通过刺激闪烁频率来对刺激进行标记，该频率下的 SSVEP 反应反映了其标记刺激所诱发的皮层反应(Norcia et al., 2015)。宋方兴等人采用 SSVEP 技术去分别监测被试观看离眼视频时两眼视觉输入所诱发的皮层反应。除了两眼输入诱发皮层反应之间的差异之外，他们还关注不同脑区的反应强度之间的关系，尤其是注意相关脑区（额叶）与初级视觉皮层（枕叶）之间的联系。结果发现注意眼的视觉输入诱发的神经元反应显著强于非注意眼，表明在视频观看过程中注意眼占据主导地位。此外，他们发现额叶和枕叶反应之间存在密切相关。具体来说，注意条件下额叶反应与注意条

件下枕叶反应之间存在正相关，而与非注意条件下枕叶反应之间则存在负相关。最后，他们还发现知觉眼优势的变化和额叶反应之间存在显著相关。这些结果表明对注意眼的注意分配促进了初级视觉皮层对注意眼输入信号的加工，同时又抑制了非注意眼输入信号的加工，使得注意眼的反应强于非注意眼，并且基于眼的注意调控又与眼优势的转移程度密切相关，这些都为基于眼的注意可以调节眼优势的观点提供了神经层面的证据。

关于基于眼的注意对眼优势的调节还存在另外一种可能的解释：由于离眼倒放视频适应范式中使用的是正放和倒放的视频刺激，被试倾向于将更多的注意放在具有意义的刺激上，因此两眼内刺激中意义感的不同将不平等地影响除注意之外的高级视觉功能的加工。由此可见，反馈到两只眼睛的信息将不仅仅受注意的影响，也可能是来自高级视觉区的反馈。虽然两眼内刺激意义感的不同可能会不平等地影响高级视觉功能的加工，但是眼优势转移不太可能是由于来自高级视觉区的反馈造成的。首先，我们可以把高级视觉功能所受的影响看作是注意的后果，那么高级视觉区的反馈则是注意后果对眼优势的影响而非注意本身的作用。在宋方兴等人研究的实验 1 中，他们比较了三种不同视听条件下 blob 探测率和眼优势转移之间的关系(Song et al., 2022)。他们发现二者之间并没有直接的关系，blob 探测率高的同步条件的眼优势转移效应反而低于 blob 探测率较低的无声音条件。因此，这一结果就暗指在基于眼的注意实验中发现的眼优势变化不是由于注意后果所导致的，而是注意本身的作用。更重要的是，实验 2 发现额叶和枕叶区域（POz、CB1、CB2）有着较强的 SSVEP 反应，且二者之间存在显著相关(Song et al., 2022)。但并没有发现反映高级视觉功能的脑区有明显活动。因此，上述实验结果表明基于眼的注意对眼优势的调节更多是由于注意本身所引起的，而非是来自高级视觉区的反馈。

3.3 基于眼的注意调节眼优势的潜在机制

上面提到基于眼的注意能够调节两眼的神经元反应，使得注意眼的反应强于非注意眼，进而引起眼优势向非注意眼进行转移(Song et al., 2022)。这与短时程单眼剥夺引起的眼优势转移类似，都是通过某种方式引起一段时间内两眼的神经元反应存在差异，进而使得眼优势向反应较弱的那只眼进行转移。因此，首先想到的用来解释注意诱发的眼优势转移的机制是在短时程单眼剥夺研究中得到广泛认可的稳态可塑性机制(Lunghi, Berchicci, et al., 2015; Lyu et al., 2020; Min et al., 2019; Nguyen et al., 2021)。然而，宋方兴等人发现只有当眼优势测试任务中存在眼间竞争时基于眼的注意才能够引起眼优势的转移，当采用双眼相融的刺激时没有观察到眼优势转移的发生(Song et al., 2022)。由此可见，稳态可塑性机制或许不能很充

分地解释注意诱发的眼优势转移。所以，宋方兴等人提出采用双眼竞争的拮抗神经元(opponency-neuron)模型来解释注意诱发的眼优势转移(Song et al., 2022)。

双眼竞争的模型研究提出拮抗神经元能够通过计算两眼神经元的反应差异来表征眼间冲突(Said & Heeger, 2013)。为了做到这一点，拮抗神经元从一只眼接收兴奋性输入，从另一只眼接收抑制性输入。只有当兴奋性输入大于抑制性输入时，拮抗神经元才处于激活状态。而当拮抗神经元被激活，它会通过反馈作用抑制其接收抑制信号的那只眼的神经元活动。

宋方兴等人提出注意诱发的眼优势转移可以用拮抗神经元的适应来解释(Song et al., 2022)。在观看视频的过程中，由于大部分时间都在注意正放视频图像，所以注意眼的神经元反应要强于非注意眼。因此，在大部分时间内接收注意眼兴奋和非注意眼抑制的拮抗神经元会被激活，进而产生适应，从而降低它们的活动。在随后的双眼竞争任务中，这些拮抗神经元的适应导致其对非注意眼的反馈抑制减弱，使得非注意眼的眼优势增强。宋方兴等人发现尽可能减弱观看视频过程中的眼间竞争能够使眼优势不再向非注意眼进行转移的结果支持了上述观点(Song et al., 2022)。由此可见，拮抗神经元的适应机制可以用来解释某些短时程眼优势可塑性，或许是稳态可塑性机制的一个有效补充。

4 总结与展望

从上文对文献的回顾和分析中，可以看出视觉输入和注意在影响成年人眼优势可塑性时有着不一致的机制。视觉输入对眼优势可塑性的调节可能反映了各个层级的视觉加工上的稳态可塑性机制；而注意对眼优势可塑性的调节则反映了高级加工对视觉加工的反馈调节，拮抗神经元的适应机制可以用来解释该影响。相关研究虽然取得了一些进展，但仍有许多问题亟待解决。

首先，需要阐明基于眼的注意在短时程单眼剥夺效应中的作用。通过前人研究可以看出基于眼的注意本身能够引起眼优势转移，表明眼优势可以受注意的反馈调节(Song et al., 2022; Wang et al., 2021)。前面也提到，在短时程单眼剥夺过程中，除了视觉输入在两眼间存在差异之外，注意资源在两眼间的分配也可能存在差异。非剥夺眼不仅接收完整的视觉输入，还可能会受到更多的注意投入。因此，短时程单眼剥夺效应或许也包含了注意的作用。那么注意和视觉输入之间会发生怎样的交互呢？在单眼剥夺过程中，增大对非剥夺眼的注意投入是否能增强单眼剥夺效应呢？此外，如果维持注意资源在两眼间的平衡，单眼剥夺是否还能够引起眼优势的转移呢？未来可以通过进一步研究基于眼的注意在短时程单眼剥夺效应中

的作用来回答这些问题。

其次，需要为基于眼的注意与眼优势可塑性之间的因果关系提供证据。虽然前人研究已经为基于眼的注意诱发眼优势的转移提供了一定的神经证据，但由于技术层面的局限性，这些证据并不充分(Song et al., 2022)。宋方兴等人发现了观看视频过程中额叶的 SSVEP 反应与知觉眼优势的转移之间存在显著的正相关，但相关并不代表因果，所以这一结果并不能直接表明基于眼的注意是导致眼优势发生转移的原因。因此，未来研究可以采用 TMS 等技术，进一步探究基于眼的注意与眼优势可塑性之间的因果关系，为基于眼的注意调节眼优势提供更为直接的证据。

第三，需要为拮抗神经元的适应机制提供直接的神经证据。宋方兴等人提出用拮抗神经元的适应来解释注意诱发的眼优势转移，但这一机制缺乏直接的神经证据(Song et al., 2022)。为了证明拮抗神经元的适应在注意引起的眼优势转移中的作用，他们在离眼倒放视频适应范式的基础上进行修改，尽可能地减弱被试观看离眼视频时的眼间竞争，使两眼的拮抗神经元保持相当的激活程度，进而使两眼的拮抗神经元发生适应的程度保持相对一致。结果发现，在经过上述操作之后，被试观看离眼视频之后的眼优势不再发生转移，进而支持了拮抗神经元的适应机制。然而，这个关键证据仅仅是一个阴性结果，他们也并没有对拮抗神经元的反应进行直接的测量，因此拮抗神经元的适应机制缺乏直接的神经证据。先前已经有研究采用 SSVEP 技术，以交互频率的 SSVEP 反应作为指标，证明了视觉皮层中拮抗神经元的存在(Katyal et al., 2016; Katyal et al., 2018)。未来研究可以效仿，以交互频率的 SSVEP 反应作为拮抗神经元的反应指标，直接测量观看离眼视频前后的拮抗神经元反应强度，为拮抗神经元的适应机制提供直接的神经证据。

最后，需要进一步阐明拮抗神经元的适应机制在短时程单眼剥夺效应中的作用。宋方兴等人提出用拮抗神经元的适应来解释注意诱发的眼优势转移，并为其提供了一定的证据(Song et al., 2022)。这使得拮抗神经元的适应机制看起来可以用来解释至少特定类型的短时程眼优势可塑性，或许是稳态可塑性机制的一个有效补充。然而，目前拮抗神经元的适应机制仅用于解释注意诱发的眼优势转移，它是否适用于更加普遍的短时程单眼剥夺效应目前还不清楚。因此，未来研究可以进一步探究拮抗神经元的适应机制在短时程单眼剥夺效应中的作用。

总之，有关成年人短时程眼优势可塑性的研究尚存在许多问题亟待解决。未来对这些问题的探索研究对于理解神经可塑性的机制以及弱视等眼部疾病的矫正等都具有重要的理论和实践意义。

参考文献

Alsius, A., & Munhall, K. G. (2013). Detection of audiovisual speech correspondences without visual awareness. *Psychological Science, 24*(4), 423–431. https://doi.org/10.1177/0956797612457378

Bai, J., Dong, X., He, S., & Bao, M. (2017). Monocular deprivation of Fourier phase information boosts the deprived eye's dominance during interocular competition but not interocular phase combination. *Neuroscience, 352*, 122–130. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.03.053

Bavelier, D., & Green, C. S. (2019). Enhancing attentional control: Lessons from action video games. *Neuron, 104*(1), 147–163. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.09.031

Bediou, B., Adams, D. M., Mayer, R. E., Tipton, E., Green, C. S., & Bavelier, D. (2018). Meta-analysis of action video game impact on perceptual, attentional, and cognitive skills. *Psychological Bulletin, 144*(1), 77–110. https://doi.org/10.1037/bul0000130

Binda, P., Kurzawski, J. W., Lunghi, C., Biagi, L., Tosetti, M., & Morrone, M. C. (2018). Response to short-term deprivation of the human adult visual cortex measured with 7T BOLD. *eLife, 7*, e40014. https://doi.org/10.7554/eLife.40014

Blake, R., & Logothetis, N. (2002). Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience, 3*(1), 13–21. https://doi.org/10.1038/nrn701

Chen, X., Chen, S., Kong, D., Wei, J., Mao, Y., Lin, W., . . . Zhou, J. (2020). Action video gaming does not influence short-term ocular dominance plasticity in visually normal adults. *eNeuro, 7*(3). https://doi.org/10.1523/ENEURO.0006-20.2020

Chen, Y., Gao, Y., He, Z., Sun, Z., Mao, Y., Hess, R. F., . . . Zhou, J. (2023). Internal neural states influence the short-term effect of monocular deprivation in human adults. *eLife, 12*. https://doi.org/10.7554/eLife.83815

Dale, G., & Shawn Green, C. (2017). The changing face of video games and video gamers: Future directions in the scientific study of video game play and cognitive performance. *Journal of Cognitive Enhancement, 1*(3), 280–294. https://doi.org/10.1007/s41465-017-0015-6

Finn, A. E., Baldwin, A. S., Reynaud, A., & Hess, R. F. (2019). Visual plasticity and exercise revisited: No evidence for a "cycling lane". *Journal of Vision, 19*(6), 21. https://doi.org/10.1167/19.6.21

Hess, R. F. (1990). The Edridge-Green lecture vision at low light levels: Role of spatial, temporal and contrast filters. *Ophthalmic and Physiological Optics, 10*(4), 351–359. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.1990.tb00881.x

Huang, C. B., Zhou, J., Zhou, Y., & Lu, Z. L. (2010). Contrast and phase combination in binocular

vision. *PLoS One, 5*(12), e15075. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015075

Katyal, S., Engel, S. A., He, B., & He, S. (2016). Neurons that detect interocular conflict during binocular rivalry revealed with EEG. *Journal of Vision, 16*(3), 18. https://doi.org/10.1167/16.3.18

Katyal, S., Vergeer, M., He, S., He, B., & Engel, S. A. (2018). Conflict-sensitive neurons gate interocular suppression in human visual cortex. *Scientific Reports, 8*(1), 1239. https://doi.org/10.1038/s41598-018-19809-w

Keck, T., Toyoizumi, T., Chen, L., Doiron, B., Feldman, D. E., Fox, K., . . . van Rossum, M. C. (2017). Integrating Hebbian and homeostatic plasticity: The current state of the field and future research directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 372*(1715), 20160413. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0158

Kurzawski, J. W., Lunghi, C., Biagi, L., Tosetti, M., Morrone, M. C., & Binda, P. (2022). Short-term plasticity in the human visual thalamus. *eLife, 11*, e74565. https://doi.org/10.7554/eLife.74565

Lunghi, C., Berchicci, M., Morrone, M. C., & Di Russo, F. (2015). Short-term monocular deprivation alters early components of visual evoked potentials. *The Journal of Physiology, 593*(19), 4361–4372. https://doi.org/10.1113/JP270950

Lunghi, C., Burr, D. C., & Morrone, C. (2011). Brief periods of monocular deprivation disrupt ocular balance in human adult visual cortex. *Current Biology, 21*(14), R538–R539. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.06.004

Lunghi, C., Emir, U. E., Morrone, M. C., & Bridge, H. (2015). Short-term monocular deprivation alters GABA in the adult human visual cortex. *Current Biology, 25*(11), 1496–1501. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.021

Lunghi, C., Morrone, M. C., & Alais, D. (2014). Auditory and tactile signals combine to influence vision during binocular rivalry. *Journal of Neuroscience, 34*(3), 784–792. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2732-13.2014

Lyu, L., He, S., Jiang, Y., Engel, S. A., & Bao, M. (2020). Natural-scene-based steady-state visual evoked potentials reveal effects of short-term monocular deprivation. *Neuroscience, 435*, 10–21. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.03.039

Maffei, A., Nelson, S. B., & Turrigiano, G. G. (2004). Selective reconfiguration of layer 4 visual cortical circuitry by visual deprivation. *Nature Neuroscience, 7*(12), 1353–1359. https://doi.org/10.1038/nn1351

Menicucci, D., Lunghi, C., Zaccaro, A., Morrone, M. C., & Gemignani, A. (2022). Mutual interaction between visual homeostatic plasticity and sleep in adult humans. *eLife, 11*, e70633.

https://doi.org/10.7554/eLife.70633

Min, S. H., Baldwin, A. S., & Hess, R. F. (2019). Ocular dominance plasticity: A binocular combination task finds no cumulative effect with repeated patching. *Vision Research, 161*, 36–42. https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.05.007

Min, S. H., Baldwin, A. S., Reynaud, A., & Hess, R. F. (2018). The shift in ocular dominance from short-term monocular deprivation exhibits no dependence on duration of deprivation. *Scientific Reports, 8*(1), 17083. https://doi.org/10.1038/s41598-018-35084-1

Neisser, U., & Becklen, R. (1975). Selective looking: Attending to visually specified events. *Cognitive Psychology, 7*(4), 480–494. https://doi.org/10.1016/0010-0285(75)90019-5

Nguyen, B. N., Malavita, M., Carter, O. L., & McKendrick, A. M. (2021). Neuroplasticity in older adults revealed by temporary occlusion of one eye. *Cortex, 143*, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2021.07.004

Norcia, A. M., Appelbaum, L. G., Ales, J. M., Cottereau, B. R., & Rossion, B. (2015). The steady-state visual evoked potential in vision research: A review. *Journal of Vision, 15*(6), 4. https://doi.org/10.1167/15.6.4

Porac, C., & Coren, S. (1976). The dominant eye. *Psychological Bulletin, 83*(5), 880–897. https://doi.org/10.1037/0033-2909.83.5.880

Purpura, K., Kaplan, E., & Shapley, R. M. (1988). Background light and the contrast gain of primate P and M retinal ganglion cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 85*(12), 4534–4537. https://doi.org/10.1073/pnas.85.12.4534

Ramamurthy, M., & Blaser, E. (2021). The ups and downs of sensory eye balance: Monocular deprivation has a biphasic effect on interocular dominance. *Vision Research, 183*, 53–60. https://doi.org/10.1016/j.visres.2021.01.010

Said, C. P., & Heeger, D. J. (2013). A model of binocular rivalry and cross-orientation suppression. *PLoS Computational Biology, 9*(3), e1002991. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002991

Shapley, R., & Victor, J. D. (1979). The contrast gain control of the cat retina. *Vision Research, 19*(4), 431–434. https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90109-3

Sheynin, Y., Chamoun, M., Baldwin, A. S., Rosa-Neto, P., Hess, R. F., & Vaucher, E. (2019). Cholinergic potentiation alters perceptual eye dominance plasticity induced by a few hours of monocular patching in adults. *Frontiers in Neuroscience, 13*, 22. https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00022

Song, F., Lyu, L., Zhao, J., & Bao, M. (2022). The role of eye-specific attention in ocular dominance

plasticity. *Cerebral Cortex*. https://doi.org/10.1093/cercor/bhac116

Tong, F., Meng, M., & Blake, R. (2006). Neural bases of binocular rivalry. *Trends in Cognitive Sciences, 10*(11), 502–511. https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.09.003

Turrigiano, G. (2011). Too many cooks? Intrinsic and synaptic homeostatic mechanisms in cortical circuit refinement. *Annual Review of Neuroscience, 34*, 89–103. https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153238

Turrigiano, G. G. (1999). Homeostatic plasticity in neuronal networks: The more things change, the more they stay the same. *Trends in Neurosciences, 22*(5), 221–227. https://doi.org/10.1016/s0166-2236(98)01341-1

Turrigiano, G. G., & Nelson, S. B. (2004). Homeostatic plasticity in the developing nervous system. *Nature Reviews Neuroscience, 5*(2), 97–107. https://doi.org/10.1038/nrn1327

Vidal, M., & Barres, V. (2014). Hearing (rivaling) lips and seeing voices: How audiovisual interactions modulate perceptual stabilization in binocular rivalry. *Frontiers in Human Neuroscience, 8*, 677. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00677

Wang, M., McGraw, P., & Ledgeway, T. (2021). Attentional eye selection modulates sensory eye dominance. *Vision Research, 188*, 10–25. https://doi.org/10.1016/j.visres.2021.06.006

Wang, Y., Yao, Z., He, Z., Zhou, J., & Hess, R. F. (2017). The cortical mechanisms underlying ocular dominance plasticity in adults are not orientationally selective. *Neuroscience, 367*, 121–126. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.10.030

Wiesel, T. N., & Hubel, D. H. (1963). Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye. *Journal of Neurophysiology, 26*(6), 1003–1017. https://doi.org/10.1152/jn.1963.26.6.1003

Wong, N. H. L., & Chang, D. H. F. (2018). Attentional advantages in video-game experts are not related to perceptual tendencies. *Scientific Reports, 8*(1), 5528. https://doi.org/10.1038/s41598-018-23819-z

Yao, Z., He, Z., Wang, Y., Lu, F., Qu, J., Zhou, J., & Hess, R. F. (2017). Absolute not relative interocular luminance modulates sensory eye dominance plasticity in adults. *Neuroscience, 367*, 127–133. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.10.029

Zhou, J., Baker, D. H., Simard, M., Saint-Amour, D., & Hess, R. F. (2015). Short-term monocular patching boosts the patched eye's response in visual cortex. *Restorative Neurology and Neuroscience, 33*(3), 381–387. https://doi.org/10.3233/RNN-140472

Zhou, J., Clavagnier, S., & Hess, R. F. (2013). Short-term monocular deprivation strengthens the

patched eye's contribution to binocular combination. *Journal of Vision, 13*(5), 12. https://doi.org/10.1167/13.5.12

Zhou, J., Reynaud, A., & Hess, R. F. (2014). Real-time modulation of perceptual eye dominance in humans. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 281*(1795), 20141717. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1717

From imbalanced visual inputs to imbalanced visual attention: Seeking the neural mechanisms for short-term ocular dominance plasticity

SONG Fangxing[1,2,3], WANG Jue[1,2,3], BAO Min[1,2]

([1] *CAS Key Laboratory of Behavioral Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*)

([2] *Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

([3] *co-first authors*)

Abstract: During the development, the structure and functions of the visual system can be affected by visual experiences and environments. This is called visual plasticity which is most prominent during the critical period of development after birth. Although the structures and functions of neural circuits tend to be stable in adult visual cortex, mounting evidence has shown that adult visual cortex still retains a certain degree of plasticity, including ocular dominance plasticity. In recent decades, it has been found that perceptual ocular dominance in adults can be biased by adjusting the input information or attentional allocation between the two eyes. However, the neural mechanisms underlying these different types of ocular dominance plasticity may have multiple origins. Monocular deprivation due to imbalanced visual inputs may be accounted for by the homeostatic plasticity mechanism of the visual cortex. However, the shift of ocular dominance caused by imbalanced attentional allocations between the two eyes reflects the feedbacks from higher cortical sites, which is currently explained by the adaptation of ocular opponency neurons. Future studies may provide more direct evidence for the ocular-opponency-neuron account and explore the likely interactions between attention and visual input that reshape ocular dominance.

Keywords: ocular dominance, plasticity, monocular deprivation, attention